

Estimando el potencial dispersivo de sámaras mediante modelos de regresión



UNIVERSIDAD
COMPLUTENSE
MADRID

Autor: Alberto Gómez Vallés

Tutor: Antonio Murciano Cespedosa

Mención: Biología Ambiental

ÍNDICE

Resumen.....	2
Introducción.....	2
Materiales y métodos.....	3
Especies y área de estudio.....	3
Muestreo, medidas y análisis.....	4
Resultados.....	6
Análisis estadístico.....	6
Discusión.....	10
Conclusiones.....	11
Bibliografía.....	11

RESUMEN

La dispersión de semillas es una parte fundamental en el ciclo biológico de las plantas. Muchas especies producen frutos con características que facilitan su dispersión por un vector determinado. Por ejemplo, las especies anemócoras tienen frutos con alas o vilanos para aumentar su distancia de dispersión. Las sámaras son frutos típicos de la dispersión anemócora. Las variables morfológicas que se utilizan para estimar la capacidad de dispersión de las sámaras están basadas en proyecciones planas, lo que obvia su estructura tridimensional. Esto puede afectar en la comparación de especies que difieran en el grado de desarrollo tridimensional de sus sámaras. En este estudio se ha comparado la influencia de morfología sobre la capacidad dispersiva en sámaras de *F. angustifolia* y *A. altissima* que varían ampliamente en su estructura tridimensional. Se corrobora que las variables que predicen la capacidad dispersiva son diferentes.

Palabras clave: fresno, ailanto, sámara, anemocoria, regresión múltiple, morfología.

Seeds dispersion is a fundamental stage in biological life cycle of plants. A lot of species produce fruits with characteristics that improve the dispersion by some vector. For example, anemochoric species have winged fruits or pappus to increase their dispersion range. Samaras are typical fruits of anemochory. Morphological variables used to estimate dispersion capacity of samaras are based in plain projections, which obviates the tridimensional structure. This can affect the comparison of species that differs on tridimensional structure development of their samaras. In this research we compare the influence of morphology on dispersion capacity of samaras of *F. angustifolia* and *A. altissima* that vary widely on their tridimensional structure. We corroborate that variables which predict dispersive capacity are different.

Keywords: ash, ailanthus, anemochory, multiple regression, morphology.

INTRODUCCIÓN.

La dispersión de las plantas es parte fundamental de su ciclo biológico y tiene gran importancia ecológica, moldeando comunidades (Howe & Smallwood, 1982), determinando patrones de distribución de las especies (Drezner, 2001) e invasiones (Kowarik & Sämel, 2008) entre otros procesos. La importancia evolutiva del proceso es conocida desde hace mucho (Darwin, 1859), las presiones evolutivas para aumentar la capacidad de dispersión son opuestas a la capacidad de supervivencia y establecimiento de las semillas (Lovell & Moore, 1970).

Muchas especies producen frutos con características que facilitan su dispersión por un vector determinado. Por ejemplo, las especies anemócoras presentan frutos con alas o vilanos para aumentar su distancia de dispersión. Las sámaras son una morfología de fruto típica de la dispersión anemócora, presente en muchas familias de plantas (van der Pijl, 1982). La capacidad dispersiva de un fruto por el viento es difícil de medir directamente (Nathan et al, 2008). Los métodos de medición directa incluyen el marcaje del terreno con marcas de pintura para observar el avance de los frutos (Von der Lippe et al, 2013), trampas a distintas distancias del árbol parental (Bullock & Clarke, 2000). En condiciones controladas se puede estimar la capacidad dispersiva indirectamente mediante dos posibles aproximaciones, determinar la velocidad terminal de caída de los frutos (Schäfer, 2002) o la medición indirecta de variables morfológicas relacionadas con la capacidad de dispersión (Vittoz & Engler, 2007).

Entre las variables morfológicas empleadas para construir modelos predictivos de la capacidad de dispersión de las sámaras está el peso, que acelera la caída y, por tanto disminuye la distancia de dispersión (Greene, 1993) y la superficie (Azuma, 2005; Yasuda, 1997), que ralentiza la caída y por tanto aumentan la distancia de dispersión. También es muy usado la combinación de ambas en la variable llamada carga alar, determinada por el ratio de peso/superficie (Peroni, 1994, Andersen, 1993). Aunque también se han utilizado la longitud y la anchura de la sámara (Planchuelo, 2016, 2017, Benkman 1995, Peroni, 1994).

Estas variables de longitud y superficie se miden proyectadas sobre el plano, pero el aspecto tridimensional puede tener una influencia determinante en el tiempo de vuelo y, aunque no han sido suficientemente estudiadas, se ha mostrado que aumentan la capacidad de predicción (Planchuelo, 2017).

Las variables morfológicas afectan de manera distinta a la capacidad predictiva según las especies (Sheldon, 1973; Minami, 2003), por lo que sería interesante el estudio de las variables tridimensionales para mejorar la capacidad predictiva de los modelos para el potencial dispersivo de las sámaras de distintas especies.

En este estudio se compararán la influencia de diversas variables morfológicas sobre la capacidad dispersiva en sámaras de *F. angustifolia* y *A. altissima* que varían ampliamente en su estructura tridimensional. Nuestra hipótesis es que, por esta causa, las variables morfológicas tendrán distintas contribuciones a la capacidad dispersiva.

MATERIALES Y MÉTODOS.

Especies y área de estudio.

F. angustifolia es un árbol de la familia *Oleaceae* presente en el sur de Europa, suroeste de Asia y noroeste de África. En la Península Ibérica forma fresnedas, habituales bosques de ribera de los ríos mediterráneos, y abunda en todo el territorio excepto en la zona norte donde es sustituido por *F. excelsior*. Alcanza los 18 metros de altura y forman sámaras autorotatorias de forma lanceolada que dispersan a final de verano y durante el otoño y el invierno (Debusche, 1992).

A. altissima (ailanto o árbol del cielo) es un árbol de la familia *Simaroubaceae* originario de China y Vietnam que es actualmente una especie invasora en todos los continentes excepto la Antártida, especialmente en hábitats urbanos y vías de transporte. Puede medir hasta 30 metros (Kowarik, 2007). Produce sámaras autorotatorias en que pueden llegar a ser casi un millón al año (Wickert et al, 2017), con una semilla central que surgen en racimos colgantes y persistentes. Existe una gran variabilidad de color, tamaño, peso y grosor entre distintas poblaciones, pero dentro de estas la variación individual e interanual es pequeña (Bory and Clair-Maczulajtys, 1981).

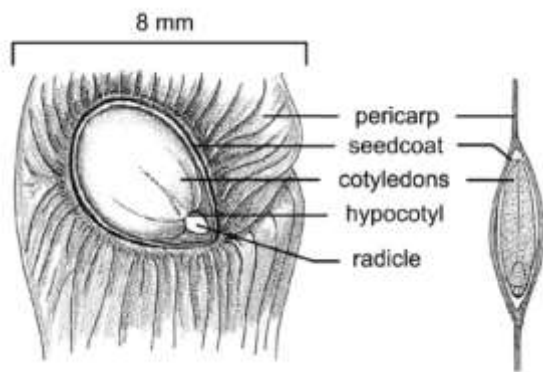


Figura 1. Dibujo de una samara de *Ailanthus altissima* (Kowarik, 2007)

Las muestras de *A. altissima* y *F. angustifolia* se recolectaron en la localidad de Galapagar (Madrid) ubicada en las coordenadas. 40° 34'31.65" N, 4° 0'17.36" O.

Muestreo, medidas y análisis.

En el mes de enero de 2016 se seleccionaron 21 individuos de *A. altissima* y 15 individuos de *F. angustifolia*. De cada individuo se recogieron directamente, no del suelo, un gran número de sámaras que se mantuvieron separadas por cada individuo. Tras secarlas para eliminar el agua

se seleccionaron por métodos aleatorios 25 sámaras de cada individuo, se numeraron para identificarlas y se guardaron en bolsas separadas para cada individuo, lo que generó datos de N=900 sámaras en total (525 de *A. altissima* y 375 de *F. angustifolia*).

Cada sámara se pesó individualmente con una báscula con resolución de 10^{-5} g y se volvió a almacenar en las bolsas del individuo correspondiente.

Para las medidas de longitud y anchura de las sámaras se escanearon en grupos de 25, una bolsa cada vez, colocadas en la misma posición y con una referencia métrica en la imagen escaneada (Figura 2).



Figura 2. Muestras escaneadas de *F. angustifolia* (1) y *A. altissima* (2) donde se ven el resultado del escaneo.

Las imágenes escaneadas se procesaron mediante el software ImageJ 1.51j8 (National Institute of Health, USA) y se obtuvieron medidas de longitud y anchura de cada una de las 900 sámaras (Figura 3). La longitud se midió desde el extremo distal al proximal en las dos especies, la anchura se midió en la zona más ancha en el caso del fresno y en la zona inmediatamente superior a la escotadura formada por la semilla en el ailanto. Las mediciones se hicieron con una resolución de 10^{-3} cm.



Figura 3. Semillas de *F. angustifolia* con las líneas de medición marcadas y detalle de la escala (1). Semillas de *A. altissima* con las líneas de medición marcadas (2).

Para la medida de la superficie lateral de las sámaras se hicieron fotografías laterales de las sámaras agrupadas de dos en dos, indicando mediante post-it el número identificativo de cada una. Estas fotografías se procesaron con el software GIMP 2.8 (The GIMP Team, GNU) para obtener una imagen del contorno de las sámaras y del post-it que posteriormente fueron utilizadas en el software ImageJ para obtener datos de la superficie de las sámaras utilizando la anchura conocida del post-it (Figura 4). Las mediciones se hicieron con una resolución de 10^{-3} cm².

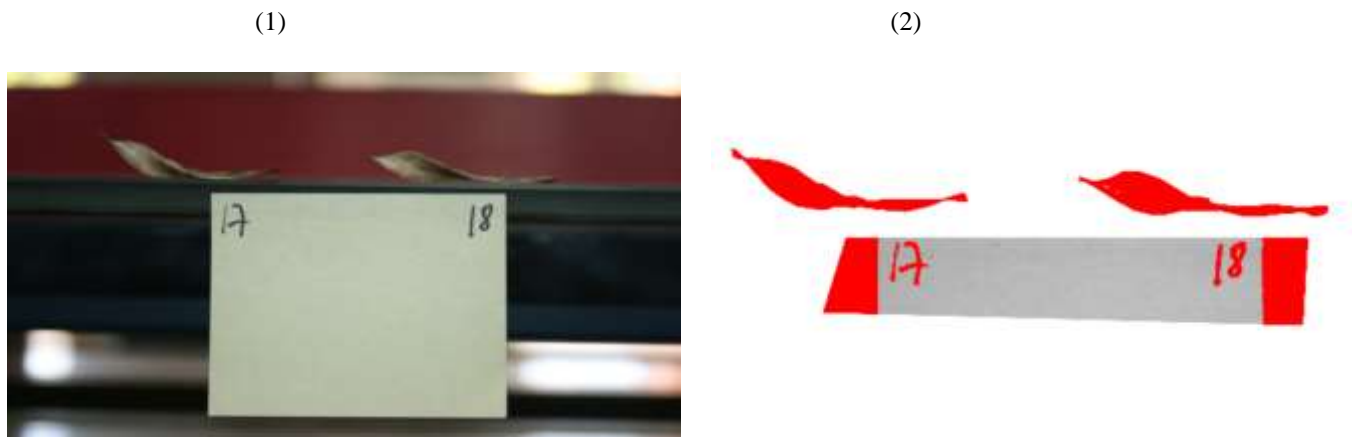


Figura 4. Fotografía de dos sámaras de *A. altissima*. (1) La imagen transformada con las superficies a medir y la referencia de escala para hacer las medidas necesarias en ImageJ . (2)

En sámaras alargadas y poco porosas como las de las especies estudiadas, la velocidad terminal se alcanza de manera casi instantánea (Burrows, 1973), por lo que se utiliza el tiempo de caída como una medida válida de la capacidad de dispersión (Landenberger et al. 2006).

Las medidas de tiempo de caída se realizaron en una habitación pequeña, cerrada para evitar corrientes de aire que interfirieran en los lanzamientos. Desde una plataforma horizontal a 2.15 metros de altura y siempre desde la misma posición inicial para disminuir el efecto en la variación del centro de gravedad (Yasuda, 1997). Se realizó un solo lanzamiento por cada sámara y se midió mediante un cronómetro digital con una resolución de 10^{-2} s.

RESULTADOS

Los resultados de las 900 sámaras se separan por especie en 525 de *A. altissima* y 375 de *F. angustifolia*.

Los resultados de la media y la desviación estándar (Tablas 1 y 2)

Tabla 1. Valores medios con desviación estándar y porcentaje de variabilidad de las variables morfológicas de *A. altissima*.

VARIABLE	MEDIA±SD	COEFICIENTE DE VARIACIÓN
Longitud (cm)	4.02482±0.551406	13.7001%
Anchura (cm)	0.834309±0.153982	18.4562%
Peso (g)	0.02579±0.00785332	30.451%
Área lateral (cm ²)	1.1731±0.416874	35.5361%
Tiempo de caída (s)	2.76768±0.4398	15.8905%

Tabla 2. Valores medios con desviación estándar y porcentaje de variabilidad de las variables morfológicas de *F. angustifolia*.

VARIABLE	MEDIA±SD	COEFICIENTE DE VARIACIÓN
Longitud (cm)	2.87131±0.424496	14.784%
Anchura (cm)	0.656682±0.08911	13.5711%
Peso (g)	0.0641494±0.0231882	36.1472%
Área lateral (cm ²)	0.0575402±0.231402	40.2157%
Tiempo de caída (s)	1.1071±0.240118	21.6888%

La carga alar es una variable importante que relaciona la superficie de la sámara y su masa y que tiene un importante valor predictivo (Peroni, 1994) su valor se ha calculado de manera indirecta mediante la siguiente fórmula para ambas especies:

$$Carga\ alar = \frac{Peso\ (g)}{Altura\ (cm) * Anchura\ (cm)}$$

Análisis estadístico

Todos los análisis estadísticos se realizan con el programa STATGRAPHICS Centurion 16.2 (StatPoint Technologies, Inc., 2013) en un ordenador con sistema operativo Windows 10 (MicroSoft Corporation, 2015). Para todos los análisis se emplea un nivel de significación del 5 por ciento.

El primer análisis realizado son regresiones simples de las 5 variables morfológicas respecto al tiempo de caída en cada especie% (Tablas 3 y 4).

Tabla 3. Regresiones lineales de las distintas variables respecto al tiempo de caída de *A. altissima*.

VARIABLE	R-cuadrada	Valor-P	PENDIENTE
Longitud (cm)	5.35959%	0.0000	0.269392
Anchura (cm)	1.16445%	0.0388	0.0378002
Peso (g)	0.5297%	0.1641	0.00130044
Área lateral (cm ²)	4.70162%	0.0000	0.204375
Carga alar (g/cm ²)	3.73699%	0.0002	-0.000415159

Tabla 4. Regresiones lineales de las distintas variables respecto al tiempo de caída de *F. angustifolia*.

VARIABLE	R-cuadrada	Valor-P	PENDIENTE
Longitud (cm)	0.386002%	0.1552	-0.109836
Anchura (cm)	0.0495041%	0.6110	0.00825786
Peso (g)	13.5008%	0.0000	-0.0354831
Área lateral (cm ²)	0.588183%	0.0791	-0.0739093
Carga alar (g/cm ²)	20.2299%	0.0000	-0.0188223

Para ambas especies se realizan regresiones múltiples incluyendo todas las variables analizando mediante el Valor-P la significación de cada variable(Tabla 5 y 6)

Tabla 5. Valor-P de las variables incluidas en el modelo saturado de regresión múltiple de *A. altissima*, con una R-cuadrado de 12.8244% y un valor-P de 0.0000.

VARIABLES	Valor-P
Longitud (cm)	0.0008
Anchura (cm)	0.2302
Peso (g)	0.02333
Área lateral (cm ²)	0.1395
Carga alar (g/cm ²)	0.3648

Tabla 6. Valor-P de las variables incluidas en el modelo saturado de regresión múltiple de *F. angustifolia*, con una R-cuadrado de 19.1469% y un valor-P de 0.0000.

VARIABLES	Valor-P
Longitud (cm)	0.7596
Anchura (cm)	0.5334
Peso (g)	0.7209
Área lateral (cm ²)	0.1076
Carga alar (g/cm ²)	0.0232

A partir de los Valor-P de cada variable se eliminan una a una aquellas que no son significativas hasta elaborar dos modelos de regresión múltiples simplificados en los que se consideran solo aquellas variables que resultan ser significativas (Tablas 7 y 8).

Tabla 7. Valor-P de las variables significativas incluidas en la regresión múltiple de *A. altissima*, con una R-cuadrado de 10.4984% y un valor-P de 0.0000. El modelo generado es Tiempo de caída (s) = 1.27241 + 0.543461*Longitud (cm) - 27.217*Peso (g)

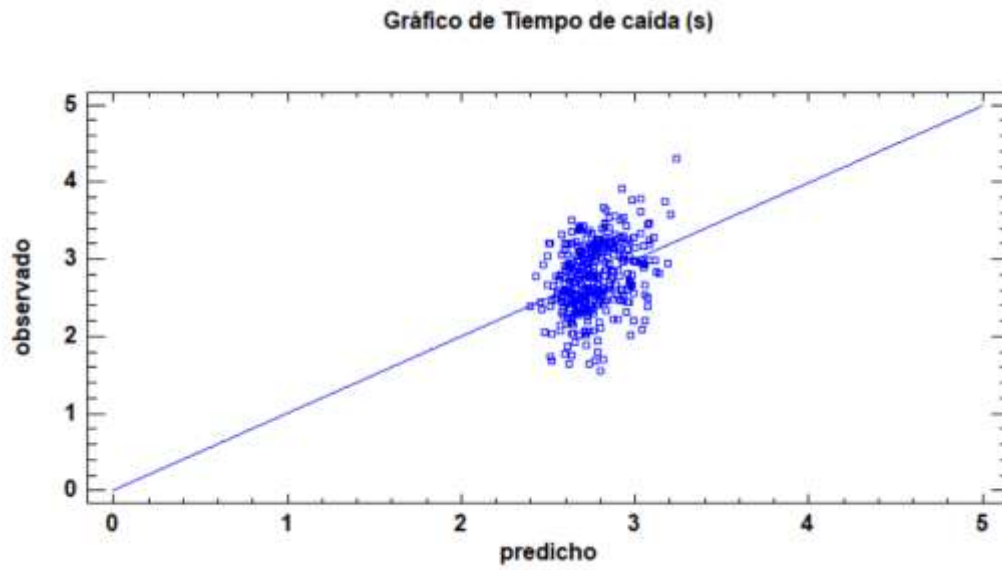
VARIABLE	Valor-P	PARÁMETRO
Longitud (cm)	0.0000	0.543461
Peso (g)	0.0000	-2.7217

Tabla 8. Valor-P de las variables significativas incluidas en la regresión múltiple de *F. angustifolia*, con una R-cuadrado de 20.9176% y un valor-P de 0.0000. El modelo generado es Tiempo de caída (s) = 1.49508 - 0.0845318*Área lateral (cm²) - 10.0611* Carga alar (g/cm²)

VARIABLE	Valor-P	PARÁMETRO
Área lateral (cm ²)	0.0338	-2.12852
Carga alar (g/cm ²)	0.0000	-11.4817

Los modelos de regresión múltiple de las Tablas 7 y 8 generan las gráficas siguientes (Figura 5).

(1)



(2)

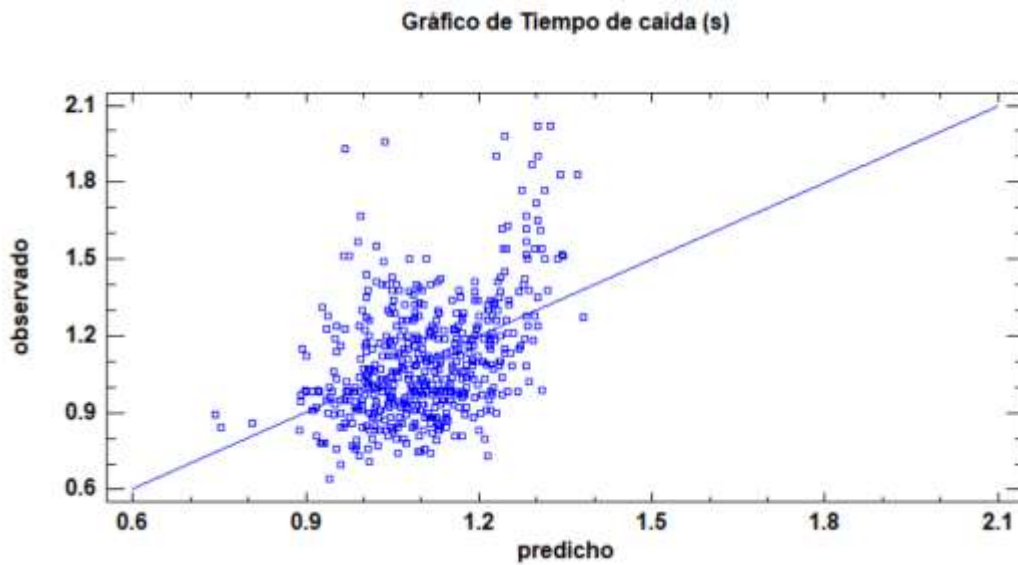


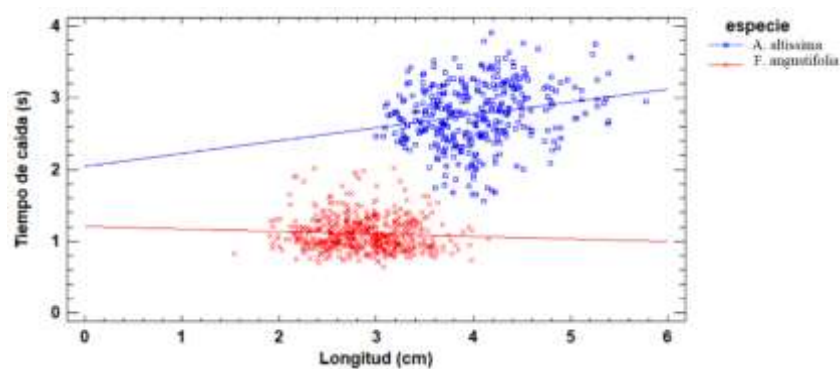
Figura 5. Valores de tiempo de caída predichos por el modelo de regresión múltiple respecto a los observados para *A. altissima* (1) y *F. angustifolia* (2).

Se establecen comparaciones de las pendientes de las rectas de regresión para cada variable en las dos especies. (Tabla 9 y Figura 6)

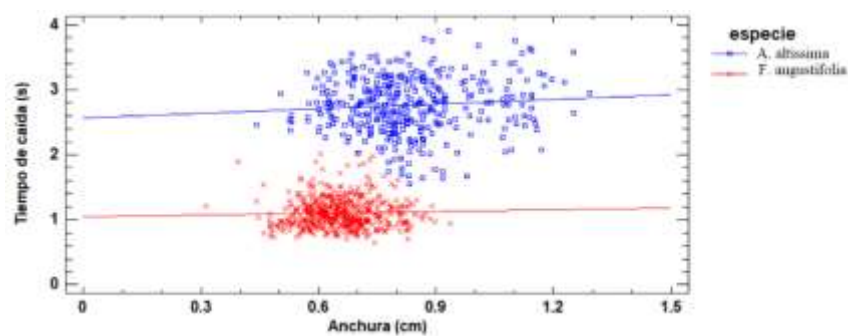
Tabla 9. Valor-P de la comparación de las pendientes de la recta de regresión de cada variable.

<i>VARIABLE</i>	<i>Valor-P</i>
Longitud (cm)	0.0000
Anchura (cm)	0.4184
Peso (g)	0.0019
Área lateral (cm ²)	0.0000
Carga alar (g/cm ²)	0.0000

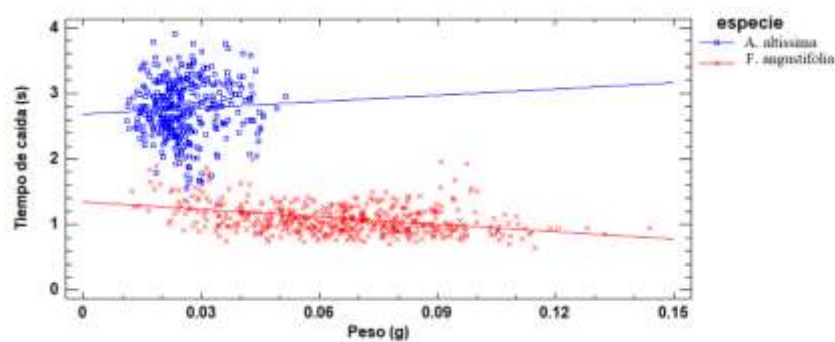
(1)



(2)



(3)



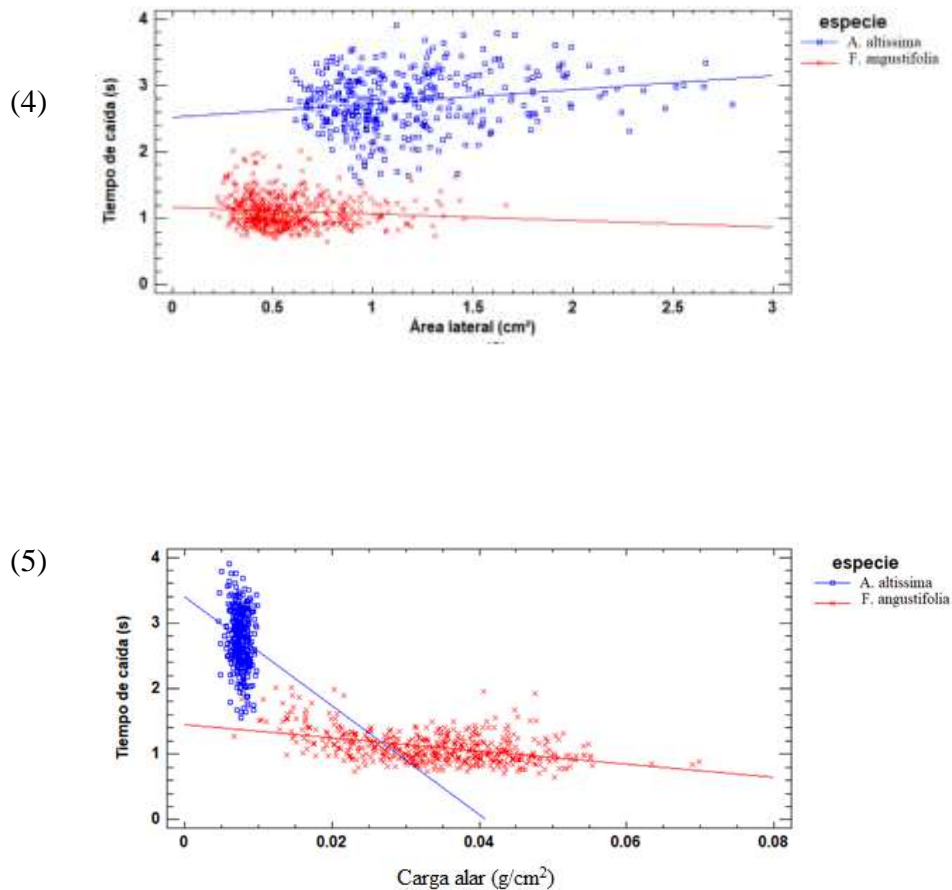


Figura 6. Comparación de las rectas de regresión de ambas especies para las variables Longitud (1), Anchura (2), Peso (3), Área lateral (4) y Carga alar (5)

DISCUSION

La comparación de las rectas de regresión indica que las variables longitud, peso, área lateral y carga alar contribuyen significativamente de manera distinta en las dos especies tal y como se había visto en anteriores trabajos (Green, 1980; Greene, 1993).

En el modelo regresivo saturado de *A. altissima*, la variable utilizada como medida de la estructura tridimensional, el Área lateral, no es significativa contrario a lo establecido en (Planchuelo, 2016), esto puede deberse a las diferentes medidas observadas, siendo necesario establecer un criterio acerca de cómo medir la tridimensionalidad de las sámaras.

El modelo regresivo simplificado de *A. altissima* tiene dos variables correlacionadas al tiempo de vuelo. La longitud se correlaciona positivamente con el tiempo de caída lo que supone una

mayor capacidad de vuelo a mayor longitud de la sámara. El peso muestra una correlación más fuerte y de signo contrario con el tiempo de vuelo, siendo las sámaras más pesadas las que menos vuelan, lo que resulta consecuente con estudios previos en otras especies (Greene, 1993).

El modelo regresivo simplificado de *F. angustifolia* incluye dos variables, ambas con una correlación negativa que en el caso de la carga alar es más fuerte. La carga alar explica casi todo el valor de R-cuadrado del modelo, ya que de manera independiente su R-cuadrado es de 20.2299%. El área lateral tiene valor predictivo bajo aunque significativo, esto señala la necesidad de ampliar el estudio de las variables tridimensionales a nuevas especies.

Los modelos simplificados de ambas especies tienen una R-cuadrada baja. En el caso de *A. altissima* se han encontrado modelos con mejor capacidad predictiva debido a la existencia de más variables significativas. La inclusión de más variables como la altura lateral, el perímetro lateral y la superficie frontal mejoraron la capacidad predictiva de los modelos hasta un valor de R-cuadrado de 28.5% (Planchuelo, 2017). Otras posibles variables podrían ser la torsión de las sámaras o el área frontal de las sámaras.

La baja capacidad predictiva del modelo no evita admitir la diferente capacidad dispersiva de sámaras con distinta morfología. Por ejemplo, los resultados indican que existe una probabilidad pequeña de que una sámara de *A. altissima* de poco peso se disperse más lejos que otra más pesada. Pero si escalamos a nivel de individuo, esa pequeña probabilidad se convierte en un gran número de sámaras dispersadas más lejos. La producción de sámaras de *A. altissima* es de un rango desde 40.000 a 996.000 anuales con una media de 70.000, con una vida fértil que puede durar hasta 100 años (Wickert et al, 2017). Esta cantidad de semillas permite inferir que aun teniendo una baja capacidad predictiva (R-cuadrado bajo), el modelo es válido para afirmar que los individuos que produzcan sámaras más ligeras tendrán una ventaja dispersiva.

CONCLUSIONES

1. Las variables morfológicas con capacidad para estimar el potencial dispersivo de las sámaras varían según las especies.
2. Es necesario incluir variables que midan la estructura tridimensional en los modelos de más especies.

BIBLIOGRAFÍA

Andersen, M. C. 1993. Diaspore Morphology and Seed Dispersal in Several Wind- Dispersed Asteraceae. *American Journal of Botany*, 80(5), 487–492.

- Azuma, A. & Okamoto, M. 2005. Theoretical study on two-dimensional aerodynamic characteristics of unsteady wings. *Journal of Theoretical Biology*, 234(1), 67–78.
- Bory, G. & Clair Maczulajtys, D. 1981. Production, dissemination et polymorphisme des semences d'*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle, Simarubacees. (Production and different types of seeds in relation with dissemination in *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle, (Simarubaceae).). *Rev. Gen. Bot.* 88, 1049e1050.
- Bullock, J.M. & Clarke, R.T. 2000. Long distance seed dispersal by wind: measuring and modelling the tail of the curve. *Oecologia* 124: 506–521.
- Burrows, F. M. 1973. Calculation of the primary trajectories of plumed seeds in steady winds with variable convection. *New Phytologist* 72: 647-664.
- Darwin, C. 1859. *The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: John Murray.
- Debussche, M. & Lepart, J. 1992. Establishment of woody plants in Mediterranean old fields: opportunity in space and time. *Landscape Ecology*, 6(3), 133–145.
- Delgado, J.A., Jimenez, M.D. & Gomez, A. 2009. Samara size versus dispersal and seeding establishment in *Ailanthus altissima* (Miller) swingle. *Journal of Environmental Biology*, 30(2), 183–186.
- Drezner, T.D., Fall, P.L. & Stromberg, J.C. 2001. Plant distribution and dispersal mechanisms at the Hassayampa River Preserve, Arizona, USA. *Global Ecol Biogeogr* 10: 205–217.
- Green, D.S. 1980. The terminal velocity and dispersal of spinning samaras. *Am. J. Bot.* 67: 1218-1224.
- Greene, D.F. & Johnson E.A. 1993. Seed Mass and Dispersal Capacity in Wind-Dispersed Diaspores. *Oikos* 67(1), 69-74
- Howe, H.F. & Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annu Rev Ecol Syst* 13: 201–228.
- Kowarik, I. & Säumel, I. 2007. Biological flora of Central Europe: *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 8(4), 207–237.
- Kowarik, I. & Säumel, I. 2008. Water dispersal as an additional pathway to invasions by the primarily wind-dispersed tree *Ailanthus altissima*. *Plant Ecol* 198: 241–252.

- Landenberger, R.E., Kota, N.L. & McGraw, J.B. 2006. Seed dispersal of the non-native invasive tree *Ailanthus altissima* into contrasting environments. *Plant Ecol* 192: 55–70.
- Lovell, P.H. & Moore, K. G. 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1: 327–356.
- Minami, S. & Azuma, A. 2003. Various flying modes of wind-dispersal seeds. *Journal of Theoretical Biology*, 225(1), 1–14.
- Nathan, R., Schurr, F.M., Spiegel, O., Steinitz O., Trakhtenbrot A. & Tsoar A. 2008. Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends Ecol Evol* 23: 638–647.
- Peroni, P.A. 1994. Seed size and dispersal potential of *Acer rubrum* (Aceraceae) samaras produced by populations in early and late successional environments. *American Journal of Botany*, 81(11), 1428–1434.
- Planchuelo, G., Catalán, P. & Delgado, J.A. 2016. Gone with the wind and the stream: Dispersal in the invasive species *Ailanthus altissima*. *Acta Oecologica*, 73, 31–37.
- Planchuelo, G., Catalán, P., Delgado, J.A. & Murciano, A. 2017. Estimating wind dispersal potential in *Ailanthus altissima*: The need to consider the three-dimensional structure of samaras. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with All Aspects of Plant Biology*, 151(2), 316–322.
- Schäfer, M. 2002. *Beobachtung, Analyse und Beschreibung von realen Fallbewegungen* [Observation, analysis and description of real cases of movement]. Göttingen: DLR.
- Sheldon, J.C., & Burrows, F.M. 1973. The Dispersal Effectiveness of the Achene-Pappus Units of Selected Compositae in Steady Winds With Convection. *New Phytologist*, 72(3), 665–675.
- Van der Pijl, L. 1982. *Principles of dispersal in higher plants*, 3d ed. Springer-Verlag, New York, NY.
- Vittoz, P. & Engler, R. 2007. Seed dispersal distances: A typology based on dispersal modes and plant traits. *Bot Helv* 117: 109–124.
- von der Lippe, M., Bullock, J.M., Kowarik, I., Knopp, T. & Wichmann, MC. 2013. Human-mediated dispersal of seeds by the airflow of vehicles. *PLoS One* 8: e52733.

Wickert, K.L., O'Neal, E.S., Davis, D.D. & Kasson, M.T. (2017). Seed Production, Viability, and Reproductive Limits of the Invasive *Ailanthus altissima* (Tree-of-Heaven) within Invaded Environments. *Forests*, 8(7), 226.

Yasuda, K. & Azuma, A. 1997. The Autorotation Boundary in the Flight of Samaras. *Journal of Theoretical Biology*, 185(3), 313–320.